Nachr. ent. Ver. Apollo, Frankfurt, N. F., Bd. 9, Heft 1: 33–58 – April 1988
ISSN 0723-9912

Die Beziehungen von Bläulingspuppen (Lepidoptera: Lycaenidae) zu Ameisen (Hymenoptera: Formicidae)

von

Konrad FIEDLER

Zusammenfassung: Puppen verschiedener Lycaenidenarten sind für Ameisen attraktiv. Diese Attraktivität variiert sowohl innerartlich als auch zwischen den Arten beträchtlich. Einige Puppen wie die von *Polyommatus coridon* lösen bei den sie besuchenden Ameisen sogar Rekrutierungsverhalten aus. Ursache der Attraktivität sind vermutlich die Sekrete der Porenkuppelorgane. Die Zusammensetzung dieser Sekrete entscheidet über den Grad der Attraktivität und die Auslösung von Rekrutierungsverhalten. Die Bedeutung fester Assoziationen von Lycaenidenpuppen mit Ameisen wird diskutiert, und eine ökologische Gliederung der Puppen nach dem Grad ihrer Myrmekophilie wird vorgeschlagen. Abschließend werden die Evolution der Puppenmyrmekophilie und deren Zusammenhang mit der larvalen Myrmekophilie und entsprechenden Anpassungen der Imagines diskutiert.

The relationships between lycaenid pupae (Lepidoptera: Lycaenidae) and ants (Hymenoptera: Formicidae)

Abstract: Pupae of many lycaenid species are attractive for ants and release intensive palpation behaviour in them. Some pupae like those of *Polyommatus coridon* are even able to release food recruitment in their attendant ants. The attractiveness of the pupae varies considerably within one species as well as between different species. The secretions of the pore cupola organs are supposed to cause the attractiveness. The composition of these secretions essentially influences the degree of attractiveness of the pupae and the release of food recruitment in the attendant ants. The significance of stable associations with ants for the pupae is discussed, and a division into three ecological groups according to the degree of pupal myrmecophily is proposed. These groups are: I. myrmecoxenous, II. facultatively myrmecophilous, and III. obligatory myrmecophilous pupae. Finally, the evolution of pupal myrmecophily and the correlations of this kind of myrmecophily to either the larval or the imaginal adaptations of lycaenids towards ants are discussed.

Einleitung

Die Beziehungen zwischen den Larven vieler Lycaenidenarten und Ameisen haben die Entomologen schon lange fasziniert. Eine umfangreiche Literatur existiert hierzu (Übersichten bei WARNECKE 1932/33, HINTON 1951, MALICKY 1969 und COTTRELL 1984). Unter diesen Beziehungen, der sogenannten Myrmekophilie, versteht man das Phänomen, daß Lycaenidenraupen – wenn sie von Ameisen entdeckt werden – nicht als Beute angegriffen, sondern intensiv mit den Fühlern "betrillert" werden. Viele dieser Raupen sind so im Freiland fast permanent von Ameisen umgeben. Die Ursache für das friedliche Verhalten der Ameisen sind chemische Substanzen, die aus verschiedenen Organen der Raupen ausgeschieden werden: sogenannte Befriedungsallomone[1] ("Appeasement-Substanzen") aus den Porenkuppelorganen (s. u.), die die Aggressivität der Ameisen hemmen (PIERCE 1983), und zuckerhaltige Sekrete aus einem dorsalen Nektarorgan (auch NEWCOMERsche Drüse genannt), die bei den Ameisen Futterrekrutierung auslösen und so zu stabilen symbiontischen Assoziationen von Ameisen und Bläulingsraupen führen (MASCHWITZ et al. 1975, FIEDLER & MASCHWITZ, im Druck).

Daß auch die Puppen der Bläulinge zumindest in einer Reihe von Fällen Beziehungen zu Ameisen aufweisen und verschiedene Adaptationen dazu besitzen, ist zwar auch schon lange bekannt, aber bei weitem weniger intensiv untersucht. Von zwar sehr zahlreichen, aber eher anekdotischen Meldungen in der Literatur abgesehen war wohl MALICKY (1969) der erste, der das Phänomen der Myrmekophilie der Lycaenidenpuppen intensiver und umfassender bearbeitete.

Seine Ergebnisse kurz zusammengefaßt sind folgende: Lycaenidenpuppen besitzen ebenso wie die Raupen Porenkuppelorgane (PKO). Dies sind von Haaren abgeleitete drüsige Organe, deren Haarschaft zu einer perforierten Siebplatte umgebildet ist, durch die vermutlich die Abgabe der Drüsensekrete erfolgt. Die Sekrete dieser PKO sind nach Befunden von PIERCE (1983) möglicherweise Aminosäuren. MALICKY, PIERCE und andere Autoren nehmen an, daß die Sekrete der PKO die Aggressivität der Ameisen hemmen. Andere Organe – wie etwa das

---

[1] Allomone = chemische Substanzen zur interspezifischen Kommunikation.

dorsale Nektarorgan oder die Tentakelorgane der Raupen — fehlen. Ameisen betrillern und betasten Lycaenidenpuppen mehr oder weniger intensiv mit den Antennen und versuchen normalerweise nicht, intakte Puppen als Beute einzutragen. Besonders intensiv werden die Stellen betrillert, die die größten Anhäufungen von PKO besitzen, bei vielen Arten z. B. die Stigmenregionen. Daraus schloß MALICKY, daß die PKO der Puppen diejenigen Organe sind, die die "Attraktivität" für Ameisen verursachen.

Neben artspezifischen Verhaltenseigenschaften der Ameisen, die in unterschiedlicher Stetigkeit die Puppen betrillern, scheinen auch die Puppen verschiedener Lycaenidenarten (wie auch die Raupen) nicht die gleiche "Attraktivität" für Ameisen zu haben. MALICKY nahm an, daß sowohl die Anzahl der PKO als auch die Beschaffenheit ihrer Sekrete dafür verantwortlich sind.

Seither sind nur wenige weitere Arbeiten zur Myrmekophilie der Lycaenidenpuppen veröffentlicht worden. Zum Teil handelt es sich dabei um morphologische Untersuchungen (KITCHING 1983, 1987), einige Arbeiten befassen sich auch mit dem Verhalten von Ameisen an den Puppen und den Sekreten dieser Puppen (PIERCE 1983, 1984). Diese Arbeiten haben die Resultate MALICKYs in vielen Punkten bestätigt. Darüber hinaus wurden aber weitere pupale Organe entdeckt, die möglicherweise mit der Myrmekophilie in Zusammenhang stehen. Außerdem wurden inzwischen mehrere Lycaenidenarten genauer untersucht, deren Puppen im Freiland regelmäßig von Ameisen besucht werden, z. B. *Jalmenus evagoras* (PIERCE 1983).

Im Rahmen einer umfangreicheren Arbeit über die Myrmekophilie der Präimaginalstadien zweier einheimischer Bläulingsarten (FIEDLER 1987) habe ich auch die Beziehungen zwischen Ameisen und Lycaenidenpuppen intensiver untersucht. Die Hauptaspekte dabei waren die quantitative Erfassung des Verhaltens der Ameisen an den Puppen und die Frage, ob Puppen von Bläulingen bei den sie betrillernden Ameisen Rekrutierungsverhalten auslösen können, d. h. die Ameisen dazu veranlassen, Nestgenossinnen herbeizuholen, so daß stabile Assoziationen der Puppen mit Ameisen entstehen können. Für die Raupen von *Polyommatus coridon* PODA, 1761 konnte die Auslösung von Rekrutierungsverhalten nachgewiesen werden (FIEDLER & MASCHWITZ, im Druck).

In dieser Arbeit werde ich vor allem die "Attraktivität" der Puppen für Ameisen näher untersuchen und kurz auf die Resultate der Rekrutierungsversuche eingehen.

Material und Methoden

Versuche wurden mit Puppen von *Lycaena tityrus* PODA, 1761 und *Polyommatus coridon* PODA, 1761 durchgeführt. Zur Zucht von *L. tityrus* wurde ein Weibchen in Gefangenschaft zur Eiablage gebracht. Die Raupen wurden mit Sauerampfer (*Rumex acetosa*) gefüttert. Das Muttertier stammte aus dem Hessischen Spessart. Larven von *P. coridon* wurden nach der Überwinterung in verschiedenen Gebieten Unterfrankens eingesammelt und mit Bunter Kronwicke (*Coronilla varia*) und Hufeisenklee (*Hippocrepis comosa*) aufgezogen.

Für die Versuche wurden Kolonien der Rasenameise (*Tetramorium caespitum* LINNAEUS, 1758) (Myrmicinae) und der kleinen Schuppenameise *Plagiolepis pygmaea* LATREILLE, 1798 (Formicinae) in Terrarien im Labor gehalten. Die Kolonien stammten ebenfalls aus Unterfranken.

Die Versuche fanden dann in der Weise statt, daß jeweils 5 Puppen in ein kleines Plastikgefäß (Grundfläche 10 cm mal 10 cm, Höhe 5 cm) mit Gipsboden gesetzt wurden und diese "Arena" dann mit 2 Holzstäbchen (Länge 30 cm, Durchmesser 2 mm) als "Brücke" mit dem Ameisennest verbunden wurde. Im Verlauf einer Stunde wurde dann protokolliert, wie viele Ameisen sich an den Puppen und in der Arena befanden und wie sie sich verhielten.

In den Versuchen mit *Plagiolepis pygmaea* wurden die Puppen in die Nähe des Nesteingangs im Terrarium gelegt und das Verhalten der Ameisen protokolliert, da *P. pygmaea* als stark substratgebundene Ameise nur ungern über Brücken läuft.

Ergebnisse

1. *Lycaena tityrus*

A) "Attraktivität" der Puppen für Ameisen

Es wurden zwei Serien von je 9 bzw. 11 Versuchen mit *Tetramorium caespitum* durchgeführt. In keinem Fall wurde irgendein aggressives Verhalten der Ameisen an den Puppen festgestellt. Die Puppen wurden mehr oder minder intensiv betastet oder betrillert, besonders in der Umgebung der abdominalen Stigmen (Abb. 3 a). Dort wurden auch bei rasterelektronenmikroskopischen Untersuchungen die meisten PKO gefunden: pro Stigma ca. 70 am Abdomen und etwa 120 am Prothorax.

Die Puppen hatten keinerlei "Fernattraktivität": wenn eine Ameise nicht zufällig direkt auf eine Puppe stieß, bemerkte sie diese gar nicht. Erst wenn die erste Berührung mit den Antennen stattgefunden hatte, setzte ein Betasten oder Betrillern ein. Dann blieb die Ameise einige Sekunden bis zu einer Minute auf der Puppe, bis sie die Puppe wieder verließ. Dabei waren die Ameisen allerdings sehr unstet, und nur wenige blieben länger als 30 Sekunden auf einer Puppe. Ähnliches gilt auch für die Raupen (FIEDLER, im Druck).

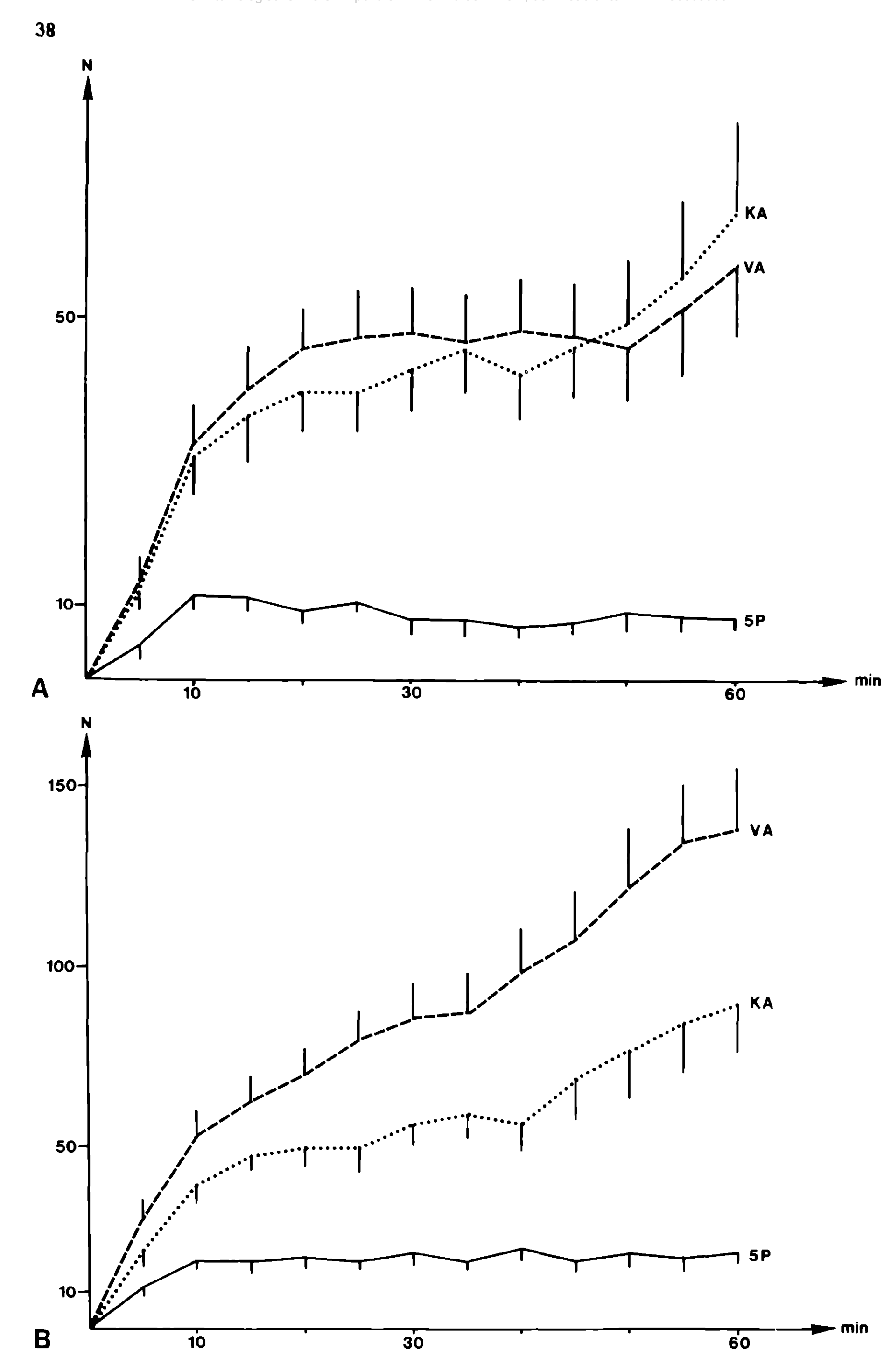
In der ersten Versuchsserie fiel auf, daß einige Puppen von viel mehr Ameisen betrillert wurden als andere. Manchmal beschäftigten sich 10 Ameisen mit einer Puppe, an der benachbarten waren aber nur ein oder zwei Arbeiterinnen. Um dieses Phänomen näher zu untersuchen, wurden in der zweiten Serie die Puppen gezielt auf diese Individualität hin untersucht.

Zur quantitativen Beschreibung wurde ein "Attraktivitätskoeffizient" A eingeführt. Diese Größe A gibt die Anzahl der Ameisen an, die sich im Mittel auf einer Puppe aufhalten und diese betrillern. Diese Anzahl wurde alle 5 Minuten bestimmt (Versuchsdauer je 1 h) und der Mittelwert aus den Daten berechnet. Da die Anzahl der Ameisen pro Puppe im Verlauf der Versuche recht konstant war (s. Abb. 1), ist eine derartige Mittelwertbildung zulässig.

In der Versuchsserie 2 ergab sich eine logarithmische Normalverteilung von A mit dem Mittelwert $\overline{x}$ = 2,99 (Median m = 2,86) und einer Standardabweichung s = 1,82 aus der Auswertung von 50 Datensätzen. Das ergibt einen Standardfehler $s_{\overline{x}}$ = 0,26. Die "Attraktivität" A der Puppen hatte also eine nicht unbeträchtliche Variabilität (die Standardabweichung beträgt 61 % des Mittelwerts!), und es stellt sich die Frage nach den Ursachen dieser Streuung; die ermittelten Werte von A lagen immerhin zwischen 0,55 und 11,0.

Die Werte von A sind nicht allein von der Grundaktivität der Ameisen abhängig. Die Maximal- und Minimalwerte von A sind nicht signifikant mit der Aktivität der Ameisen (= Anzahl der Ameisen in der Arena) korreliert (Rangkorrelation nach SPEARMANN: R = 0,43, $p > 0,2$; bzw. R = 0,55, $p > 0,1$). Tendenziell treten zwar hohe Werte eher bei hoher Grundaktivität auf (d. h.: sind viele Ameisen da, werden auch mehr die Puppen betrillern), und umgekehrt sind häufiger niedrige A-Werte bei geringer Laufaktivität der Ameisen zu verzeichnen. Aber in beiden Fällen gibt es zahlreiche Ausnahmen. Es müssen also von den Puppen selbst irgendwelche Reize ausgehen, die ihre unterschiedliche Attraktivität ausmachen.

In Tabelle 1 sind die Puppen mit den 14 größten und 15 kleinsten A-Werten aufgelistet und dazu Alter, Geschlecht und Größe der Puppe. Die Tabelle zeigt, daß das Alter offensichtlich keinen Einfluß auf die Attraktivität hat. Sowohl unmittelbar nach der Verpuppung als auch kurz vor dem Schlüpfen sind manche Puppen überdurchschnittlich "attraktiv", und andere werden von den Ameisen weitgehend ignoriert.


N
50
10
KA
VA
5P
A
10
30
60
min
N
150
100
50
10
VA
KA
5P
B
10
30
60
min

Eher besteht eine gewisse Korrelation von A mit dem Geschlecht und der Größe der Puppen: bei großen Weibchen-Puppen treten häufiger besonders große A-Werte auf, bei kleinen Männchen-Puppen eher überdurchschnittlich kleine A-Werte. Die beiden Faktoren Geschlecht und Größe sind aber nicht unabhängig voneinander, da Weibchen-Puppen in der Regel größer sind als männliche.

Aber auch zu diesen Tendenzen gibt es häufig Ausnahmen. Also müssen neben der Grundaktivität der Ameisen und der Größe der Puppen weitere individuelle Faktoren existieren, die bestimmen, wie intensiv eine Puppe von *Lycaena tityrus* von Ameisen betrillert wird (s. Diskussion).

B) Zeitverlauf der Versuche

In Abb. 1 sind die gemittelten Zeitverläufe der Rekrutierungsversuche mit Puppen von *Lycaena tityrus* und der Ameise *Tetramorium caespitum* dargestellt, getrennt nach den beiden Versuchsserien. In Serie 1 (Abb. 1 a) war die Grundaktivität der Ameisenkolonie gering, nach einer Stunde waren nur 50–60 Ameisen in einer Arena. Dabei wurden mit 5 Puppen bestückte Arenen (VA) gegenüber gleichzeitig angebotenen leeren Kontrollarenen (KA) nicht bevorzugt: beide Kurven sind im Mittel fast identisch (WILCOXON-MANN-WHITNEY-Test: $T = 86$, $n = 9$, $p > 0{,}2$). Die Attraktivität der Puppen war niedrig und fast konstant. Schon nach 10 Minuten war das Maximum erreicht. Offensichtlich waren die Puppen für die Ameisen so "uninteressant", daß auch bei weiterer Zunahme der Anzahl der Ameisen in der Arena keine Steigerung der Besuchsfrequenz erfolgte.

In Serie 2 (Abb. 1 b) lagen die Verhältnisse etwas anders. Hier war die Grundaktivität doppelt so hoch, und die Anzahl der Ameisen in der Arena mit Puppen lag nach einer Stunde signifikant über dem Wert für die leeren Kontrollarenen (WILCOXON-MANN-WHITNEY-Test: $T = 93$, $n = 11$, $p < 0{,}025$). Andererseits sind die Kurven für KA und VA in der zweiten Hälfte der Versuchszeit fast parallel und steigen hier stark an, während die Attraktivität der Puppen wie in Serie 1 nach 10 Minu-

← **Abb. 1:** Zeitverlauf der Rekrutierungsversuche mit Puppen von *Lycaena tityrus* und der Ameise *Tetramorium caespitum* (Mittelwerte und Standardfehler). N: Anzahl der Ameisen, KA: Kontrollarena ohne Puppen, VA: Versuchsarena mit 5 Puppen, 5 P: fünf Puppen. a) Versuchsserie 1 ($n = 9$), b) Versuchsserie 2 ($n = 11$).

Tabelle 1: Maximale und minimale Attraktivitätskoeffizienten A der Puppen von *Lycaena tityrus*, ermittelt in Versuchen mit der Ameise *Tetramorium caespitum*. M = männliche Puppe, W = weibliche Puppe. Die Größe der Puppen ist in drei Klassen aufgeteilt (+: groß, –: klein, ø: durchschnittlich), ebenso das Alter (1: Puppe nicht verfärbt, 2: beginnende Verfärbung, 3: Flügelscheiden deutlich verfärbt).

A	Geschlecht	Größe	Altersklasse
11,00		ø	1
8,92	W	+	1
7,83	W	+	1
6,75	W	ø	3
6,50	?	ø	3
5,75	W	+	3
5,67	W	+	1
5,50	M		1
5,45	M	ø	1
5,09	W	+	3
4,82	?	ø	1
4,67	W	+	3
4,33	M		1
4,33	?	ø	2
2,33	?	ø	3
2,33	W	ø	2
2,25	W	+	3
2,17	?	ø	2
2,09	?	+	2
2,00	M	ø	1
2,00	M	ø	1
1,91	M		1
1,25	M		1
1,25	M		1
1,00	W		3
1,00	?	ø	2
1,00	M	ø	2
0,92	W	+	2
0,55	W	+	3

ten konstant bleibt. Offenbar führte also auch hier die zunehmende Anzahl der Ameisen in der Arena nicht zu einer Zunahme auf den Puppen.

C) Rekrutierung

Unter Rekrutierung bei sozialen Insekten wie z. B. Ameisen versteht man Verhaltens- und Kommunikationsmechanismen, die andere Mitglieder der Kolonie dazu veranlassen, das rekrutierende Individuum bei der Ausführung eines bestimmten Verhaltens zu unterstützen. So wird z. B. bei der Futterrekrutierung der Ameisen den Koloniemitgliedern mitgeteilt, wo sich wieviel Nahrung einer bestimmten Art befindet, damit weitere Ameisen der Finderin bei der Ausbeutung der entdeckten Nahrungsquelle helfen (DUMPERT 1978). Futterrekrutierung ist auch ein zentraler Aspekt der symbiontischen Assoziationen von Ameisen mit Honigtauerzeugern wie etwa Blattläusen. Für die Beantwortung der Frage, ob die Beziehungen von Ameisen zu Raupen oder Puppen von Bläulingen als Symbiosen zu betrachten sind oder nicht, war es daher von besonderer Bedeutung, ob die Präimaginalstadien der Bläulinge bei den Ameisen Futterrekrutierung auslösen können.

Tetramorium caespitum ist ein sogenannter Gruppenrekrutierer, d. h. eine Ameise, die Nahrung gefunden hat, kehrt ins Nest zurück und führt von dort auf einer Duftspur 3–20 weitere Arbeiterinnen zum Futter zurück (VERHAEGHE 1982). Daher ist Rekrutierung bei dieser Ameise optisch leicht zu erkennen: man braucht nur auf das Eintreffen der typischen Gruppen in der Arena zu achten.

In den 20 Versuchen mit Puppen von *Lycaena tityrus* wurde insgesamt sechsmal Rekrutierung beobachtet, in 50 Versuchen mit Leerarenen immerhin achtmal. Diese Häufigkeiten unterscheiden sich nicht signifikant (Chi^2-Test, $Chi^2 = 0{,}98$, $p > 0{,}1$). Rekrutierung auf freien Raum kommt bei Ameisen recht häufig vor. Die deutliche Zunahme der Ameisenzahlen in Versuchs- und Kontrollarena in beiden Versuchsserien nach etwa 40 Minuten (erkennbar am "Knick" in den Kurven von Abb. 1) ist vermutlich auf solche Leerrekrutierung zurückzuführen. Da die Attraktivität der Puppen mit der Zunahme der Ameisenzahl in den Arenen nicht korreliert ist, sind die Puppen sicher nicht der Hauptauslöser dieser Rekrutierung. Allenfalls in Einzelfällen (hochattraktive Puppen) kommt vielleicht auch durch die pupalen Sekrete von *Lycaena tityrus* eine schwache Rekrutierung zustande.

D) Verhalten der Ameisen gegenüber schlüpfenden Faltern

Wie bereits dargelegt, waren die Unterschiede der Attraktivität der Puppen für Ameisen nicht vom Alter der Puppen abhängig. Davon gibt es allerdings eine Ausnahme. Unmittelbar vor dem Schlüpfen (etwa in der letzten Stunde der pupalen Phase) betrillern Ameisen die Puppen

besonders intensiv und ausdauernd. In 3 Versuchen schlüpfte — während Ameisen die Puppe betrillerten — der Falter. Die Reaktion der Ameisen war drastisch: sie fingen sofort an, sich in den noch weichen Falter zu verbeißen, rissen die Beine ab und bissen auch Stücke aus den Flügeln. Dazu kam es zu einer schnellen, massiven Rekrutierung, so daß der junge Schmetterling in kurzer Frist von 20—30 Ameisen umringt war. Während also Raupen und Puppen von *Lycaena tityrus* von Angriffen durch Ameisen weitgehend verschont bleiben, werden frisch geschlüpfte Imagines als Beute erkannt und angegriffen. Die Puppenexuvie mit der in ihr verbliebenen Exuvialflüssigkeit wurde danach noch intensiv beleckt und völlig ausgefressen. Auch die frischen Exuvien lösten starke Rekrutierung aus.

2. *Polyommatus coridon*

A) Attraktivität

Da die Anzahl der Ameisen auf den Puppen mit der Zeit während der Versuche deutlich zunahm, konnte nicht — wie bei *L. tityrus* — ein Attraktivitätskoeffizient berechnet werden. Eine Mittelwertbildung hätte hier die Resultate verfälscht. Dennoch konnte ein gravierender Unterschied gegenüber den Puppen von *L. tityrus* festgestellt werden: Die Ameisen betrillerten die Puppen von *P. coridon* viel intensiver, und bei gleicher Grundaktivität der Ameisen waren meist wesentlich mehr Ameisen auf den Puppen (s. Abb. 1 und 2): nach einer Stunde im Mittel 8 Arbeiterinnen pro Puppe. Wichtig zu erwähnen ist aber, daß auch im Falle von *P. coridon* die Puppen keinerlei Fernattraktivität besitzen. Weder werden sie gezielt von Ameisen angelaufen, noch reagieren Ameisen mit dem typischen Trillerverhalten (Abb. 3 c), wenn sie nicht zuvor die Puppe zufällig mit den Antennen gefunden haben. Offensichtlich sind Ameisen nicht in der Lage, Puppen an ihrem Duft auf Distanz zu erkennen. Die Puppen beider untersuchter Lycaenidenarten geben also keine volatilen (flüchtigen) Substanzen ab.

B) Zeitverlauf der Versuche

Abb. 2 zeigt die gemittelten Zeitverläufe von 9 Versuchen mit Puppen von *Polyommatus coridon* und der Ameise *Tetramorium caespitum*. Drei Punkte fallen dabei im Vergleich mit den Ergebnissen der Abb. 1 auf:

1.) Die Attraktivität der Puppen ist viel höher (nach 1 Stunde insgesamt 40 Ameisen auf den 5 Puppen) als die der Puppen von *L. tityrus*.

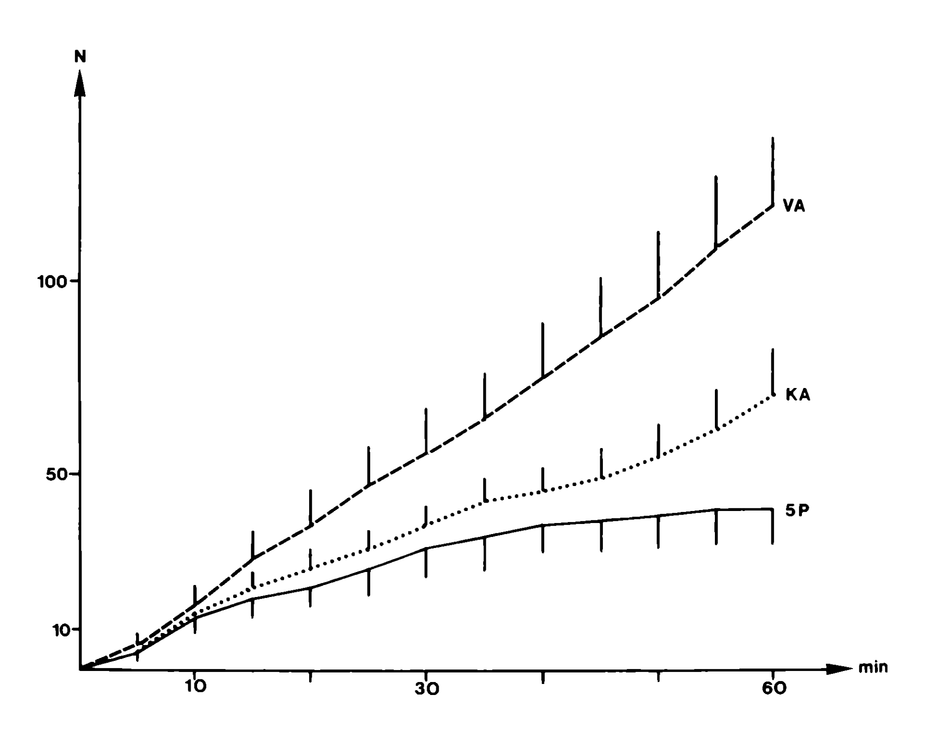


Abb. 2: Zeitverlauf der Rekrutierungsversuche mit Puppen von *Polyommatus coridon* und der Ameise *Tetramorium caespitum* (Mittelwerte und Standardfehler, n = 9). Abkürzungen wie in Abb. 1.

Die Intensität des Raupenbesuchs nimmt auch stetig mit der Anzahl der Ameisen zu; eine Sättigung tritt erst gegen Ende des Versuchs ein. Damit ähnelt der Zeitverlauf stark dem an Raupen von *P. coridon* ermittelten (FIEDLER & MASCHWITZ, im Druck), wo ausgeprägte Futterrekrutierung beobachtet werden konnte. Die absolute Attraktivität der Raupen war allerdings größer.

2.) Die Zeitverläufe für die Anzahl der Ameisen in den Arenen sind zwar recht ähnlich wie in Serie 2 mit *L. tityrus*, weisen aber einen gleichmäßigeren Anstieg auf. Offenbar lief hier die Rekrutierung — bei ansonsten fast gleicher Aktivität — recht konstant ab.

3.) Die Kurven für Versuchs- und Kontrollarena divergieren deutlicher, was sich auch in einem hochsignifikanten Unterschied der Werte am

Versuchsende äußert (WILCOXON-MANN-WHITNEY-Test: $T = 44{,}5$, $p < 0{,}005$). Der Anstieg der Kurve für die Versuchsarena bleibt bis zum Schluß deutlich über dem für die Kontrollarena ermittelten.

C) Rekrutierung

Aus den Zeitverläufen wie auch aus dem Vergleich der Endwerte der Versuche kann man schließen, daß Rekrutierung — und zwar durch die Puppen ausgelöst — regelmäßig vorkam, wenn auch nicht von demselben Ausmaß, wie es bei Raupen zu beobachten war. Durch direkte Beobachtung konnte dieser Befund noch bestätigt werden: in 10 von insgesamt 15 Versuchen mit je 5 Puppen von *P. coridon* und *Tetramorium caespitum* konnte die typische Gruppenrekrutierung beobachtet werden.

D) Versuche mit *Plagiolepis pygmaea*

Diese winzig kleine, kaum 2 mm große Ameise war im Labor leider nur selten aktiv genug, um mit ihr zu experimentieren, da sie schon mit kleinsten Nahrungsmengen auskommt und nach einmaliger Fütterung manchmal wochenlang keine Nahrungsrekrutierung durchführt. So konnten insgesamt nur 5 Versuche mit je 5 Puppen von *P. coridon* von jeweils 30 Minuten Dauer durchgeführt werden. Die Ergebnisse sind aber außerordentlich eindeutig: *P. pygmaea* rekrutiert ausgesprochen stark, wenn ihr Puppen von *P. coridon* angeboten werden. Im Mittel waren nach 30 Minuten 25,2 Ameisen an den 5 Puppen mit einem Standardfehler von nur 1,4. Damit lag die Attraktivität der 5 Puppen bemerkenswert hoch: auf eine einzelne Raupe wurden im Mittel 10 Arbeiterinnen rekrutiert, auf eine Puppe immerhin umgerechnet etwa 5 (Abb. 3 c). (Zum Vergleich: auf einer Raupe von *P. coridon* waren nach einer Stunde etwa 30 Ameisen der Art *Tetramorium caespitum*, auf einer Puppe nur 8, also nur ein Viertel so viele. Für *P. pygmaea* sind also die Puppen von *P. coridon* relativ "attraktiver" als für *T. caespitum*.)

Diskussion

Intraspezifische Variabilität der Reaktionen von Ameisen auf Bläulingspuppen

In den Versuchen mit *Lycaena tityrus* konnte gezeigt werden, daß selbst bei hoher Ameisendichte in den Versuchsarenen manche Puppen für

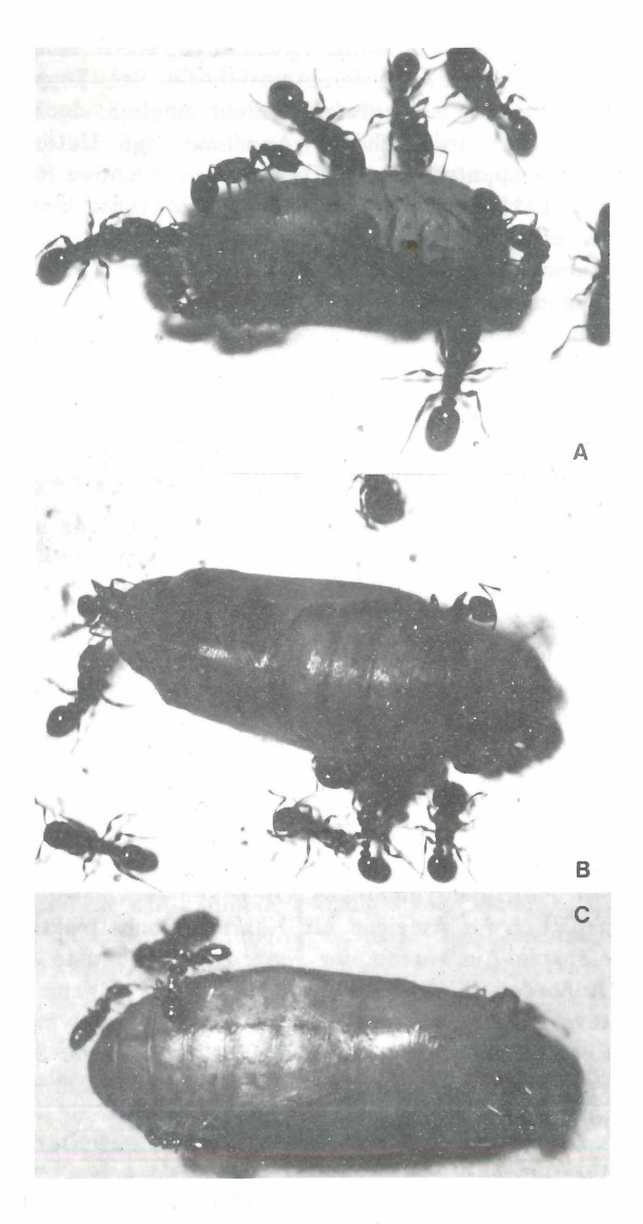


Abb. 3: Ameisen betrillern Bläulingspuppen: a) *Tetramorium caespitum* an Puppe von *Lycaena tityrus*, b) *Tetramorium caespitum* an Puppe von *Polyommatus coridon*, c) *Plagiolepis pygmaea* an Puppe von *Polyommatus coridon*. Deutlich erkennbar ist die Bevorzugung der Stigmenregionen der Puppen, wo sich die dichtesten Anhäufungen von Porenkuppelorganen befinden.

Ameisen fast völlig "uninteressant" waren. Es stellt sich die Frage, worauf diese Unterschiede in der Attraktivität der Puppen beruhen. Eine endgültige Antwort ist heute noch nicht möglich, doch scheint die auf MALICKY (1969) zurückgehende Annahme, daß Unterschiede der Sekrete der Porenkuppelorgane (PKO) hier eine wichtige Rolle spielen, die plausibelste Erklärung zu sein. PIERCE (1984) hat hierzu wichtige Anhaltspunkte geliefert. Auch ihr war eine bemerkenswerte Individualität der Ameisenattraktivität der Puppen aufgefallen. Daraufhin wusch sie einige Puppen unterschiedlicher Attraktivität und analysierte die erhaltenen Lösungen. Das Ergebnis war eindeutig: die Proben von den intensiver betrillerten Puppen enthielten viel mehr Aminosäuren als die von den wenig betrillerten Puppen gewonnenen. Allerdings ist noch nicht schlüssig bewiesen, daß diese Aminosäuren wirklich von den PKO sezerniert werden.

Dennoch kann man zunächst annehmen, daß Unterschiede in der Menge und Zusammensetzung der PKO-Sekrete die Hauptursache für die unterschiedliche Attraktivität verschiedener Puppen sind. Große Puppen haben vermutlich in der Regel mehr Sekret zu bieten als kleine, und auch die Qualität der Nahrung mag hier eine bedeutende Rolle spielen. Auch der Einfluß des Alters der Puppen und anderer Faktoren ist unklar. Genauere Untersuchungen stehen noch aus.

Die höhere Attraktivität der Puppen unmittelbar vor dem Schlüpfen der Falter hat dagegen sicherlich nichts mit den pupalen Drüsen zu tun. Vielmehr treten aus feinen Spalten und Rissen der Puppenkutikula schon vor dem eigentlichen Schlüpfvorgang geringe Mengen von Exuvialflüssigkeit und Hämolymphe aus. Diese sehr eiweißreichen Flüssigkeiten sind natürlich für Ameisen als Nahrung hochattraktiv, was auch durch das intensive Ausfressen der leeren Puppenexuvie deutlich gemacht wird. Außerdem löst Hämolymphaustritt ganz allgemein bei Ameisen oft Beuteverhalten aus: Insekten, aus denen Hämolymphe austritt, sind in der Regel verletzt und daher eine leichte Beute. So wird auch die in den Versuchen mit schlüpfenden Faltern beobachtete Rekrutierung verständlich.

Interspezifische Unterschiede in der Attraktivität der Puppen

Noch auffälliger als die Variabilität innerhalb einer Art (die z. B. bei Puppen von *P. coridon* eher klein war) sind die Unterschiede im Vergleich verschiedener Arten. Auch hier ist die Ursache noch nicht völlig

klar. Sicher ist, daß bei den Lycaenidenpuppen Zuckersekrete keine Rolle spielen. Solche Sekrete aus dem dorsalen Nektarorgan myrmekophiler Bläulingsraupen steigern nämlich die Attraktivität der Raupen erheblich und lösen massive Futterrekrutierung aus, die durch Ausschaltung des Nektarorgans stark unterdrückt werden kann (FIEDLER 1987, FIEDLER & MASCHWITZ, im Druck). Aber auch bei den Raupen von *P. coridon*, deren Nektarorgan ausgeschaltet war, trillerten mehr Ameisen intensiver als an erwachsenen Raupen von *L. tityrus*, die grundsätzlich gar kein Nektarorgan haben (FIEDLER, im Druck). Dieser Unterschied war ähnlich dem zwischen den Puppen beider Arten.

Bei der Suche nach möglichen Organen bzw. deren Sekreten, die als Ursache für die unterschiedliche "Beliebtheit" der Puppen bei den Ameisen in Frage kommen, bleiben lediglich zwei Kandidaten übrig. Zum einen könnten die Trompetenhaare der *Lycaena*-Puppen irgendeine Substanz abgeben, die die Puppen für Ameisen unattraktiv macht. Solche Trompetenhaare gibt es auf den Puppen der Lycaeninae in großer Zahl (WRIGHT 1983). Da aber auch Puppen ganz anderer Lycaenidengruppen schon als unattraktiv für Ameisen beschrieben wurden (vgl. MALICKY 1969), ist diese Erklärung wenig wahrscheinlich. Viel plausibler ist auch hier die Annahme, daß die PKO-Sekrete die Artunterschiede in der Puppenattraktivität verursachen.

Meine Arbeitshypothese für weitere Untersuchungen ist die folgende: die innerartliche Variabilität der Attraktivität der Puppen ist hauptsächlich auf Unterschiede der Mengen von PKO-Sekreten und der Konzentration der darin enthaltenen, für Ameisen interessanten Stoffe (z. B. Aminosäuren) zurückzuführen (quantitative Eigenschaften der PKO-Sekrete), während die Unterschiede zwischen verschiedenen Arten darüber hinaus auch auf qualitativen Differenzen in der Zusammensetzung der PKO-Sekrete (z. B. Vorhandensein oder Fehlen bestimmter chemischer Substanzen) beruhen.

Sicher spielt hier auch eine bedeutende Rolle, welche Ameisenart auf die Puppen stößt. Kleine Arten mit niedrigem Nahrungsbedarf wie z. B. *Plagiolepis pygmaea* werden schon auf geringere Sekretmengen mit Nahrungsrekrutierung reagieren als große Ameisenarten. So können Raupen oder Puppen für eine Ameisenart als Nahrungslieferant interessant, für eine andere bedeutungslos sein. In jedem Fall aber sind die Puppen mancher Lycaenidenarten in der Lage, mittels ihrer Sekrete ebenfalls permanente Assoziationen mit Ameisen zu etablieren, ohne über eine Nektarproduktion wie die myrmekophilen Raupen zu verfügen,

während andere Arten weder im Freiland noch im Experiment solche Vergesellschaftungen eingehen.

Wie auch im Falle der Raupen ist sicherlich die Auslösung von Rekrutierungsverhalten bei den Ameisen ein entscheidendes Kriterium für das Zustandekommen stabiler Assoziationen von Puppen mit Ameisen. Ob diese Assoziationen als Symbiosen zu werten sind wie bei den Raupen (FIEDLER & MASCHWITZ 1988), ist noch unklar. Die Ameisen scheinen von den Sekreten der Puppen (in allerdings bescheidenem Umfang, verglichen mit den Nektarsekreten der Raupen) zu profitieren (PIERCE 1984). Ob die Puppen aus ihrem Ameisenbesuch einen Schutz vor Parasiten oder Predatoren erhalten wie die Raupen (PIERCE & MEAD 1981, PIERCE & EASTSEAL 1986), bleibt zu klären.

Die Beziehungen von Bläulingspuppen zu Ameisen im Freiland

Bisher bin ich vor allem auf die Schilderung und Interpretation von Laborexperimenten unter vergleichsweise unnatürlichen Bedingungen eingegangen. Die Bedeutung solcher Ergebnisse hängt aber entscheidend davon ab, ob sich unter natürlichen Bedingungen ähnliches abspielt. Um diesen Gesichtspunkt näher zu beleuchten, habe ich die mir vorliegende Literatur über myrmekophile Lycaeniden ausgewertet und dabei speziell die Angaben über die Beziehungen der Puppen zu Ameisen berücksichtigt.

Die Literatur liefert leider im allgemeinen nur recht wenige brauchbare und verläßliche Angaben. Die meisten Daten gibt es zu solchen Bläulingsarten, die als Kleptoparasiten ab einem bestimmten Stadium in Ameisennestern leben wie die *Maculinea*- und *Lepidochrysops*-Arten. Diese Arten haben aufgrund ihrer außerordentlichen Lebensweise die Lepidopterologen besonders fasziniert, und hier liegen tatsächlich die intensivsten Beobachtungen vor (vgl. THOMAS 1977, HENNING 1983, COTTRELL 1984). Auch zu einer Reihe anderer Arten mit ungewöhnlich engen Beziehungen zu Ameisen (z. B. Arten, die in Ameisennestern überwintern, etc.) gibt es brauchbare Angaben über die Orte der Verpuppung und das Verhalten der Ameisen an den Puppen. Aber diese obligat myrmekophilen Arten (d. h. Arten, deren Überleben im Freiland völlig von Ameisen abhängt) oder Kleptoparasiten stellen nur einen kleinen Ausschnitt der gesamten Artenfülle der Lycaenidae dar.

Die Mehrzahl der Lycaenidenarten gehört sicher zu den Gruppen der fakultativ myrmekophilen (Arten, die im Freiland oft mit Ameisen zu-

sammenleben, aber nicht völlig von ihnen abhängen) oder myrmekoxenen Arten (deren Präimaginalstadien normalerweise nicht von Ameisen besucht werden). Und zu diesen Gruppen gibt es, was die Puppen anbelangt, nur wenige, teilweise fragmentarische Angaben. Die Gründe dafür sind dreierlei: erstens sind diese Puppen zumeist einzeln und so gut versteckt, daß sie selten im Freiland gefunden werden. Zweitens sind sie wahrscheinlich in den meisten Fällen nicht von Ameisen besucht, wodurch die Puppen zweifellos den Lepidopterologen mehr auffallen würden. Drittens tauchen die Puppen dieser Arten nur selten in den Nestern von Ameisen auf und werden daher auch von denjenigen Bearbeitern, die ihr Interesse auf die Erforschung der Myrmekophiliebeziehungen der Bläulinge konzentriert haben, kaum gefunden.

Dennoch lassen sich aufgrund der Literaturangaben in Verbindung mit meinen experimentellen Ergebnissen drei ökologische Gruppen aufstellen, was die Beziehungen von Lycaenidenpuppen zu Ameisen anbelangt. Diese Gruppierung ähnelt vergleichbaren ökologischen Einordnungen, wie sie bisher von verschiedenen Autoren vornehmlich für die Raupen der Bläulinge durchgeführt wurden (WARNECKE 1932/33, BALDUF 1938, HINTON 1951, HENNING 1983 u. a.).

Gruppe I: "Myrmekoxene Puppen"[2]

Solche Puppen werden von Ameisen aufgrund ihrer Appeasement-Organe (PKO) nicht angegriffen. Sie sind aber für Ameisen unattraktiv und lösen bei ihnen keine Rekrutierung aus. Infolgedessen werden die Puppen nicht regelmäßig von Ameisen besucht, und alle Begegnungen mit Ameisen kommen rein zufällig zustande. Die Verpuppung erfolgt — meist einzeln — irgendwo in der Vegetation oder am Boden.

Gruppe II: "Fakultativ myrmekophile Puppen"

Diese Puppen werden regelmäßig in Gesellschaft von Ameisen gefunden. Dabei handelt es sich vermutlich oft um Fälle, in denen durch Rekrutierung seitens der Ameisen stabile Assoziationen etabliert werden.

---

[2] In Anlehnung an die Terminologie von KITCHING & LUKE (1985), die solche Raupen als myrmekoxen bezeichnen, die außer den PKO keine myrmekophilen Organe besitzen und nicht mit Ameisen assoziiert sind.

Die Puppen können (gelegentlich) ohne Ameisenbesuch sein, was auch bei fakultativ myrmekophilen Raupen manchmal vorkommt.

Die Gruppe II gliedert sich in zwei Untergruppen:

a) Die Puppen befinden sich – z. T. in Gruppen – irgendwo in der Vegetation oder am Substrat und werden dort von Ameisen besucht.

b) Die Puppen finden sich (zumindest gelegentlich) in Nestern oder Pavillons von Ameisen und werden dort betrillert. Die Raupen suchen aber zur Verpuppung nicht gezielt Ameisennester auf, sondern gelangen eher zufällig dorthin (z. B. bei Verpuppung am Boden unter der Futterpflanze, wenn dort ein Ameisennest ist). In manchen Fällen verpuppt sich die Raupe am Boden und wird erst als Puppe von Ameisen mit einem Erdpavillon überbaut (THOMAS 1983 u. a.).

Gruppe III: "Obligat myrmekophile Puppen"

Die Verpuppung erfolgt regelmäßig oder immer in Nestern oder Pavillons von Ameisen. Diese werden entweder zur Verpuppung gezielt aufgesucht; oder (häufiger) ist die Raupe schon in früheren Stadien als Parasit oder Kommensale im Nest und verpuppt sich dann auch dort.

Im folgenden Abschnitt werden für alle drei Gruppen die bisher bekannten Vertreter aufgelistet. Die Zusammenstellung ist sicher unvollständig. In der Literatur finden sich wahrscheinlich (an z. T. versteckter Stelle) noch eine Reihe weiterer Hinweise zu Puppenfunden in Ameisennestern, Funden von Ameisen an Lycaenidenpuppen etc.

Zur Gruppe I gehören *Synargis brennus* und *Menander felsina* (Riodininae: CALLAGHAN 1977, 1986), die Miletinen-Gattungen (Unterfamiliengliederung nach ELIOT 1973) *Taraka, Spalgis* und *Feniseca* (COTTRELL 1984), ebenso die Liphyrinen-Gattung *Aslauga* (COTTRELL 1984). Vermutlich gehören die Puppen der meisten als Larve myrmekoxenen Arten in diese Gruppe, also die Mehrzahl der Miletinae, Lycaeninae, Poritiinae, Lipteninae, einige Theclinae (z. B. die einheimischen Arten der Gattungen *Thecla, Quercusia* und *Nordmannia*) und Polyommatinae. Selbst einzelne Arten, deren Raupen obligat an Ameisen gebunden sind, wie der südasiatische Polyommatine *Anthene emolus*, sind als Puppen für Ameisen ziemlich unattraktiv und werden nur gelegentlich bei Kontakten betrillert, ohne daß engere Assoziationen entstehen (FIEDLER, unveröffentl.).

Im Gegensatz zu der von MALICKY (1969) geäußerten Vorstellung sind Assoziationen von Lycaenidenpuppen mit Ameisen, auch in Nestern oder Pavillons, gar nicht so selten und keineswegs auf parasitische oder kommensalische Arten

beschränkt. Dementsprechend sind eine ganze Reihe von Arten in die Gruppe II einzuordnen. Zur Gruppe II a gehören beispielsweise die Theclinen *Jalmenus evagoras* (PIERCE 1984), *Zesius chrysomallus* (HINTON 1951), *Hypolycaena erylus* und *H. philipus* (JACOBSON 1912, HINTON 1951) sowie der Riodinine *Hamearis erostratus* (SCHREMMER 1978). Unter II b fallen die Polyommatinen *Glaucopsyche lygdamus* (TILDEN 1947), *Euchrysops malathana* (HINTON 1951), *Polyommatus bellargus* und *P. coridon* (REHFOUS 1939, THOMAS 1983), *Lycaeides idas* und *L. argyrognomon* (THOMANN 1901, MALICKY 1961) sowie *Plebejus argus* (THOMAS 1985), außerdem die Theclinen *Satyrium edwardsii* (WEBSTER & NIELSEN 1984) und *Argiolaus julus* (HINTON 1951). Vermutlich gehört noch eine Reihe weiterer Arten hierher, z. B. von den zahlreichen Polyommatinen, deren Raupen regelmäßig in Symbiose mit Ameisen leben und die sich in ameisenreichen Habitaten verpuppen. Solche Puppen werden vielleicht deshalb selten gefunden, weil sie sich in von Ameisen gebauten Erdpavillons o. ä. befinden.

Zur Gruppe III gehört eine Reihe von Arten, die entweder als Larven parasitisch in Ameisennestern leben oder sich dort zumindest zur Überwinterung oder zur Überdauerung von Trockenzeiten aufhalten. Dazu kommen noch einige Arten, die als Raupe in Symbiose mit Ameisen leben und sich recht oft in Nestern verpuppen. Die Übergänge von II a zu III sind hier fließend. Z. B. gehört *Plebejus argus* nach THOMAS (1985) vielleicht sogar eher zur Gruppe III. Im einzelnen sind zu nennen: die parasitischen Arten der Gattungen *Maculinea* (ca. 5 Arten) und *Lepidochrysops* (mindestens 8 Arten), *Niphanda fusca* (Polyommatinae; IWASE 1953, COTTRELL 1984), *Acrodipsas illidgei*, *Oxychaeta dicksoni*, *Spindasis takanonis* (Theclinae; COTTRELL 1984, IWASE 1953), die Miletinen *Thestor dicksoni*, *Lachnocnema bibulus* (ostafrikanische Populationen: COTTRELL 1984) und der südostasiatische *Allotinus apries* (MASCHWITZ et al., im Druck); die homopterophagen Arten *Miletus boisduvali*, *Thestor basutus* u. a. (Miletinae; ROEPKE 1919, COTTRELL 1984), *Shirozua jonasi* (Theclinae; IWASE 1953) und *Triclema lucretilis* (Polyommatinae: HINTON 1951); sowie die als Larve mit Ameisen in Trophobiose oder lockerer Assoziation lebenden Theclinen-Arten *Aloeides thyra* und *A. dentatis*, *Poecilmitis lycegenes*, *Spindasis namaqua* (HENNING 1983), *S. iohita*, *Cigaritis ("Apharitis") myrmecophila*, *Anthene wilsoni* und *A. levis* (HINTON 1951), einige *Ogyris*-Arten (PIERCE & ELGAR 1985), die Polyommatinen *Tarucus theophrastus* und *T. waterstradti*, *Catochrysops pandava*, *Azanus ubaldus* (WARNECKE 1932/33, MASCHWITZ et al. 1985) und der Riodinine *Anatole rossi* (ROSS 1966).

Sicher ist diese Liste keine vollständige. Insbesondere aus den tropischen Regionen liegen bisher nur ganz fragmentarische und kaum überprüfte Meldungen vor. Ebenso ist die Literaturauswertung sicher noch nicht vollständig. Und auch die Einordnung mancher Arten ist eher vorläufig, da viel zu wenige gezielte Untersuchungen zur Autökologie von Lycaenidenarten vorliegen. Erst dann läßt sich aber beispielsweise entscheiden, ob Raupen Ameisennester gezielt zur Verpuppung aufsuchen und welche Mechanismen dabei beteiligt sind, oder ob derartige Funde zufällig sind. Auch die Attraktivität von Puppen für Ameisen und das Problem der Rekrutierung bedürfen noch weiterer Untersuchung.

Die Evolution der Beziehungen von Bläulingspuppen zu Ameisen

Die vielfältigen Interaktionen von Lycaenidenpuppen und Ameisen sind auch vom Blickwinkel der Evolutionsbiologie interessant. Besonders gilt das für die Fragen, unter welchen Bedingungen engere Assoziationen entwickelt werden, welche Selektionsvorteile damit verbunden sind und in welchem Rahmen die Myrmekophilie der Lycaenidenraupen mit der der Puppen gekoppelt ist.

Ausgangspunkt der Myrmekophilie der Lycaenidenpuppen ist sicher die Ausstattung mit den Appeasement-Organen (PKO). Die PKO scheinen bei allen Lycaenidenpuppen vorzukommen (MALICKY 1969, KITCHING & LUKE 1985, DE VRIES et al. 1986, KITCHING 1987 u. a.). Solche Organe ermöglichen den Lycaeniden die Verpuppung in ameisenreichen Habitaten (ATSATT 1981), in denen die Konkurrenz durch andere phytophage Insekten geringer ist. Der Selektionsdruck, den Ameisen als Predatoren auf Schmetterlingsraupen ausüben, ist beträchtlich (WARRINGTON & WHITTAKER 1985, JONES 1987, dort weitere Literatur), und wenn die Raupen und Puppen diesem Druck entgehen, ist ihr Vorteil entsprechend groß. Dazu sind die Puppen stark sklerotisiert und walzenförmig und damit schon rein mechanisch für Ameisen schwer zu bewältigen.

Die Abgabe der Befriedungssubstanzen (Aminosäuren?) ist natürlich für die Puppen auch mit "Kosten" verbunden: die entsprechenden Substanzen stehen für die eigene Individualentwicklung nicht mehr zur Verfügung. Damit wird den myrmekophilen Beziehungen der Puppen (wie auch der Raupen) eine Grenze gesetzt: ein Selektionsvorteil durch Schutz vor Feinden ist nur solange gegeben, wie die eigenen Investitionen in Appeasement- und Futtersekrete in einem vertretbaren Rahmen bleiben. Wird z. B. der Selektionsdruck, eine maximale Nahrungsausbeute zu erzielen oder die Individualentwicklung schnellstmöglich zu durchlaufen, größer als der Vorteil durch myrmekophile Beziehungen, so ist zu erwarten, daß die Lycaeniden ihre Investition in diese Myrmekophilie verringern. Das kann beispielsweise dadurch geschehen, daß die Menge der PKO-Sekrete verringert wird oder — bei Raupen — die energieaufwendigen Myrmekophilieorgane (dorsales Nektarorgan, Tentakelorgane) reduziert werden.

Solche Reduktionen kommen in der Tat bei Lycaenidenraupen recht häufig vor, so bei Bewohnern von Hochgebirgen oder Hochmooren (*Vacciniina optilete, Agriades glandon* [Polyommatinae] u. a.: VIEHMEYER 1907, WARNECKE 1932/33). Auch dann, wenn die bewohnten Habitate relativ ameisenarm sind und die Chance, mittels Rekrutierung eine feste Ameisenassoziation zu begründen, gering ist, werden Reduktionen der Myrmekophilieorgane beobachtet (sogenann-

te sekundäre Myrmekoxenie einiger paläarktischer Theclinen: *Thecla betulae, Quercusia quercus, Nordmannia pruni* etc.; s. WARNECKE 1932/33, KITCHING & LUKE 1985).

Inwieweit derartige "Kosteneinsparungen" auch bei Lycaenidenpuppen vorkommen, ist noch nicht bekannt. Zu vermuten ist aber, daß myrmekoxene Puppen weniger Sekrete abgeben als myrmekophile (s. o.). Nach Befunden von PIERCE (1983) scheint intensiver Ameisenbesuch bei *Jalmenus evagoras* die Dauer des Puppenstadiums zu verlängern und die Massenabnahme während der Puppenphase zu vergrößern; in der Folge sollten die Imagines aus ameisenbesuchten Puppen kleiner sein als solche aus nicht betrillerten Puppen. Weitere Untersuchungen hierzu sind erforderlich, um zu klären, inwieweit es sich bei diesen Befunden um ein allgemeineres Prinzip handelt.

Eine andere wichtige Frage ist, ob außer den PKO weitere pupale Myrmekophilieorgane existieren. Dies ist noch unklar, aber es gibt auf den Puppen eine Fülle von spezialisierten Sekundärhaaren, deren Struktur eine Drüsenfunktion wahrscheinlich macht. Solche Haare könnten wenigstens teilweise mit den Beziehungen der Puppen zu Ameisen in Zusammenhang stehen (FIEDLER 1987).

Soweit bekannt, sind die verschiedenen Stufen der Puppenmyrmekophilie der Lycaeniden nicht mit charakteristischen Organen verknüpft. Puppen, die immer in Ameisennestern leben, ähneln myrmekoxenen Puppen verwandter Arten oft bis ins Detail. Hierin unterscheidet sich die Myrmekophilie der Puppen wesentlich von der der Raupen: bei diesen ist die Ausbildung der Myrmekophilieorgane in hohem Grade für die Art der Beziehungen der Ameisen zu den Larven verantwortlich.

So sind es vor allem wohl spezifische ökologische Erfordernisse, die darüber entscheiden, ob Lycaenidenpuppen — ausgehend vom Appeasement durch die PKO — entweder in permanente Assoziationen mit Ameisen durch Rekrutierungsauslösung eintreten oder sogar in Nestern leben, oder ob sie auf der Stufe des Appeasements verbleiben, eventuell sekundär auch zu ihr zurückkehren. Interessant in diesem Zusammenhang ist, daß der Grad der Puppenmyrmekophilie nicht mit dem der larvalen Myrmekophilie gekoppelt sein muß.

Viele obligat myrmekophile Arten bzw. Kleptoparasiten verpuppen sich zwar in den Nestern von Ameisen, doch gilt dies keineswegs immer. Der südostasiatische *Anthene emolus* etwa verpuppt sich meist abseits der Straßen seiner Partnerameise *Oecophylla smaragdina*, und die Puppen sind für diese Ameisen fast völlig unattraktiv und lösen keine Rekrutierung aus (FIEDLER, unveröffentl.). Andererseits können die Puppen myrmekoxener Raupen sehr attraktiv für Ameisen sein (*Miletus bois-*

duvali: ROEPKE 1919). In den meisten Fällen wird es aber vermutlich so sein, daß die Puppen myrmekoxener und fakultativ myrmekophiler Raupen eher myrmekoxen sind, die Puppen stark myrmekophiler Raupen und parasitischer Arten eher myrmekophil.

Wie die larvale Myrmekophilie ist auch die pupale sicherlich stark von lokalen Selektionsdrücken beeinflußt (KITCHING & LUKE 1985), und von daher ist eine ähnlich große Variabilität in der Ausprägung und Ausgestaltung dieser Beziehungen zu erwarten. Welche Selektionsvorteile die Puppen im Einzelfall von den Ameisen haben, ist dabei ein wichtiger Diskussionspunkt. Klar ist, daß als Raupen im Nest lebende Arten dort auch einen optimal sicheren Verpuppungsplatz haben. Feinde haben kaum Zugang, und gegen die Ameisenaggression sind die Raupen und Puppen ohnehin gewappnet. Dies gilt sicher auch für Arten, die erst zur Verpuppung in Nester gelangen. Ob dagegen Ameisen Feinde der Puppen von freilebenden Puppen vertreiben können, ist eher fraglich. Und in der Tat sind die wenigsten freilebenden Puppen bisher als myrmekophil bekannt geworden, so daß offenbar die Strategie der Myrmekoxenie in solchen Fällen die effizientere ist.

Ein letzter Punkt bleibt im unmittelbaren Anschluß daran zu diskutieren: das Verhalten von Ameisen gegenüber schlüpfenden Faltern. Arten, die sich in Nestern oder Pavillons von Ameisen verpuppen oder sonst als Puppen von Ameisen permanent besucht werden, müssen für den Schlüpfvorgang besondere Schutzanpassungen entwickelt haben. Offenbar gibt es hier mehrere Wege. Puppen von *Anatole rossi* werden 2 Tage vor dem Schlüpfen für Ameisen unattraktiv: die Ameisen verlassen die Puppen, und der Falter kann unbehelligt schlüpfen (ROSS 1966). Wahrscheinlich hört die Abgabe der attraktiven Sekrete einfach rechtzeitig auf. Anders machen es manche kleptoparasitische Arten. Hier haben die frisch geschlüpften Falter eine lockere, lange Beschuppung, in der sich die Ameisen verbeißen können, ohne dem Falter zu schaden (COTTRELL 1984). Bei anderen Gruppen wiederum, z. B. den Miletinae und wohl auch der Gattung *Maculinea*, werden die Schmetterlinge grundsätzlich nie von Ameisen angegriffen. Vermutlich sind dabei imaginale Befriedungssubstanzen beteiligt, über deren Charakter aber noch nichts bekannt ist. Schlüpfende Falter aus myrmekoxenen Puppen hingegen sind für Ameisen willkommene Beuteobjekte (s. die Beobachtungen an *Lycaena tityrus*, gleiches gilt für junge Imagines von *Anthene emolus*). Für die Schmetterlinge dieser Arten ist es geradezu lebensnotwendig, daß beim Schlüpfen keine Ameisen anwesend sind.

So sind die myrmekophilen Beziehungen der Lycaenidenpuppen eingebettet in die vielfältigen und komplexen Beziehungen der Raupen wie auch der Imagines dieser Schmetterlingsgruppe zu Ameisen. Viele Aspekte dieser Beziehungen (Physiologie, chemische Ökologie, Morphologie etc.) sind heute noch gar nicht oder nur ansatzweise bearbeitet und verstanden. Dieser Artikel soll daher nicht nur den gegenwärtigen Wissensstand und einige neue experimentelle Ergebnisse referieren, sondern auch zu weiteren Beobachtungen und Untersuchungen anregen.

Danksagung

Herrn Prof. Dr. U. MASCHWITZ danke ich für die Überlassung eines Arbeitsplatzes in seiner Arbeitsgruppe, wo die vorliegende Arbeit erstellt wurde. Jutta KLEIN und Wolfgang A. NÄSSIG danke ich für ihre kritische Durchsicht des Manuskripts und ihre Ratschläge, die die vorliegende Arbeit maßgeblich beeinflußt haben. Klaus G. SCHURIAN gab wertvolle Hinweise zur Zucht der Lycaeniden.

Literatur

ATSATT, P. R. (1981): Lycaenid butterflies and ants: selection for enemy-free space. – Am. Nat. **118**: 638–654.

BALDUF, W. V. (1938): The rise of entomophagy among Lepidoptera. – Am. Nat. **72**: 358–379.

CALLAGHAN, C. J. (1977): Studies on Restinga butterflies. I. Life cycle and immature biology of *Menander felsina* (Riodinidae), a myrmecophilous metalmark. – J. Lepid. Soc. **31** (3): 173–182.

—— (1986): Restinga butterflies: biology of *Synargis brennus* (STICHEL) (Riodinidae). – J. Lepid. Soc. **40** (2): 93–96.

COTTRELL, C. B. (1984): Aphytophagy in butterflies: its relationship to myrmecophily. – Zool. J. Linn. Soc. **80**: 1–57.

DE VRIES, P. J., HARVEY, D. J., & KITCHING, I. J. (1986): The ant associated epidermal organs on the larva of the lycaenid butterfly *Curetis regula* EVANS. – J. nat. Hist. **20**: 621–633.

DUMPERT, K. (1978): Das Sozialleben der Ameisen. – Berlin, Hamburg (Pareys Studientexte 18).

ELIOT, J. N. (1973): The higher classification of the Lycaenidae (Lepidoptera): a tentative arrangement. – Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Ent.) **28**: 373–505.

FIEDLER, K. (1987): Quantitative Untersuchungen zur Myrmekophilie der Präimaginalstadien zweier Bläulingsarten (Lepidoptera: Lycaenidae). – Diplomarbeit (Universität Frankfurt), unveröffentl.

—— (im Druck): Differences in the behaviour of ants towards two larval instars of *Lycaena tityrus* (Lepidoptera: Lycaenidae). – Dt. ent. Z., N. F.

——, & MASCHWITZ, U. (im Druck): Functional analysis of the myrmecophilous relationships between ants (Hymenoptera: Formicidae) and lycaenids (Lepidoptera: Lycaenidae). I. Release of food recruitment in ants by lycaenid larvae and pupae. – Ethology.

——, & —— (1988): II. Lycaenid larvae as trophobiotic partners of ants – a quantitative approach. – Oecologia (Berlin) **75**: 204–206.

HENNING, S. F. (1983): Biological groups within the Lycaenidae (Lepidoptera). – J. ent. Soc. sth. Afr. **46** (2): 65–85.

HINTON, H. E. (1951): Myrmecophilous Lycaenidae and other Lepidoptera – a summary. – Proc. Trans. sth. London ent. nat. Hist. Soc. **1949-50**: 111–175.

IWASE, T. (1953): Aberrant feeders among Japanese lycaenid larvae. – Lepid. News **7** (2): 45–46.

JACOBSON, E. (1912): Symbiose zwischen der Raupe von *Hypolycaena erylus* GODART und *Oecophylla smaragdina* FAB. – Tijdschr. Ent. **55**: 9–14.

JONES, R. E. (1987): Ants, parasitoids, and the cabbage butterfly *Pieris rapae*. – J. Anim. Ecol. **56**: 739–749.

KITCHING, R. L. (1983): Myrmecophilous organs of the larva and pupa of the lycaenid butterfly *Jalmenus evagoras* (DONOVAN). – J. nat. Hist. **17**: 471–481.

—— (1987): Aspects of the natural history of the lycaenid butterfly *Allotinus major* in Sulawesi. – J. nat. Hist. **21**: 535–544.

——, & LUKE, B. (1985): The myrmecophilous organs of the larvae of some British Lycaenidae (Lepidoptera): a comparative study. – J. nat. Hist. **19**: 259–276.

MALICKY, H. (1961): Über die Ökologie von *Lycaeides idas* L., insbesondere über seine Symbiose mit Ameisen. – Z. Arbgem. österr. Ent. **13** (2): 33–49.

—— (1969): Versuch einer Analyse der ökologischen Beziehungen zwischen Lycaeniden (Lepidoptera) und Formiciden (Hymenoptera). – Tijdschr. Ent. **112** (8): 213–298.

MASCHWITZ, U., NÄSSIG, W. A., DUMPERT, K., & FIEDLER, K. (im Druck): Larval carnivory and myrmecoxeny, and imaginal myrmecophily in miletine lycaenids (Lepidoptera: Lycaenidae) on the Malay Peninsula. – Tyô to Ga.

——, SCHROTH, M., HÄNEL, H., & THO, Y. P. (1985): Aspects of the larval biology of myrmecophilous lycaenids from West Malaysia (Lepidoptera). – Nachr. ent. Ver. Apollo, N.F., **6** (4): 181–200.

——, WÜST, M., & SCHURIAN, K. (1975): Bläulingsraupen als Zuckerlieferanten für Ameisen. – Oecologia (Berlin) **18**: 17–21.

PIERCE, N. E. (1983): The ecology and evolution of symbioses between lycaenid butterflies and ants. – Dissertation (Harvard University).

—— (1984): Amplified species diversity: a case study of an Australian lycaenid butterfly and its attendant ants. – Symp. R. ent. Soc. London **11**: 197–200.

——, & EASTSEAL, S. (1986): The selective advantage of attendant ants for the larvae of a lycaenid butterfly, *Glaucopsyche lygdamus*. – J. Anim. Ecol. **55**: 451–462.

——, & ELGAR, M. A. (1985): The influence of ants on host plant selection by *Jalmenus evagoras*, a myrmecophilous lycaenid butterfly. – Behav. Ecol. Sociobiol. **16**: 209–222.

——, & MEAD, P. S. (1981): Parasitoids as selective agents in the symbiosis between lycaenid butterfly larvae and ants. – Science **112**: 1185–1187.

REHFOUS, M. (1939): Contribution à l'étude des Lycaenides. Fragments biologiques (deuxième note). – Mitt. Schweiz. ent. Ges. **17**: 535–561.

ROEPKE, W. (1919): Zur Myrmekophilie von *Gerydus boisduvali* MOORE (Lep. Rhop. Lycaenid.). – Tijdschr. Ent. **61**: 1–16, 3 Tafeln.

ROSS, G. N. (1966): Life history studies on Mexican butterflies. IV. The ecology and ethology of *Anatole rossi*, a myrmecophilous metalmark (Lepidoptera: Riodinidae). – Ann. ent. Soc. Amer. **50** (5): 985–1004.

SCHREMMER, F. (1978): Zur Bionomie und Morphologie der myrmekophilen Raupe und Puppe der neotropischen Tagfalter-Art *Hamearis erostratus* (Lepidoptera: Riodinidae). – Ent. Germ. **4** (2): 113–121.

THOMANN, H. (1901): Schmetterlinge und Ameisen. Beobachtungen über eine Symbiose zwischen *Lycaena argus* L. und *Formica cinerea* MAYR. – Jber. Naturf. Ges. Graubünden **44**: 1–40.

THOMAS, C. D. (1985): Specializations and polyphagy of *Plebejus argus* (Lepidoptera: Lycaenidae) in North Wales. – Ecol. Ent. **10**: 325–340.

THOMAS, J. A. (1977): The ecology of the large blue butterfly. – Rep. Inst. Terr. Ecol. **1976**: 25–27.

—— (1983): The ecology and conservation of *Lysandra bellargus* (Lepidoptera: Lycaenidae) in Britain. – J. Appl. Ecol. **20**: 59–83.

TILDEN, J. W. (1947): An occurrence of the pupa of *Glaucopsyche lygdamus behrii* (EDWARDS) in an ant nest (Lepidoptera, Lycaenidae). – Pan-Pacific Ent. **23** (1): 42–43.

VERHAEGHE, J. C. (1982): Food recruitment in *Tetramorium impurum* (Hymenoptera: Formicidae). – Ins. Soc. **29**: 67–85.

VIEHMEYER, H. (1907): Vorläufige Bemerkungen zur Myrmekophilie der Lycaenidenraupen. – Ent. Wochenbl. **24**: 1–4.

WARNECKE, G. (1932/33): Übersicht über die bisher als myrmekophil bekannt gewordenen paläarktischen Schmetterlingsraupen der Familie Lycaenidae. – Int. ent. Z. Guben **26**: 165–171, 215–219, 238–242, 285–291, 375–378, 431–433, 460–462, 479–480, 514–516; **27**: 44–46, 121–127, 145–150, 178–180, 305–309, 3 Tafeln.

WARRINGTON, S., & WHITTAKER, J. B. (1985): An experimental field study of different levels of insect herbivory induced by *Formica rufa* predation on sycamore *(Acer pseudoplatanus)*. I. Lepidoptera larvae. – J. appl. Ecol. **22**: 775–785.

 Nachr. ent. Ver. Apollo, Frankfurt, N. F., Bd. 9, Heft 1: 58 – April 1988
ISSN 0723–9912

WEBSTER, R. P., & NIELSEN, M. C. (1984): Myrmecophily in the EDWARD's hairstreak butterfly *Satyrium edwardsii* (Lycaenidae). – J. Lepid. Soc. **38** (2): 124–133.

WRIGHT, D. M. (1983): Life history and morphology of the immature stages of the bog copper butterfly *Lycaena epixanthe* (BSD. & LE C.) (Lepidoptera: Lycaenidae). – J. Res. Lepid. **22** (1): 47–100.

Anschrift des Verfassers:

Dipl.-Biol. Konrad FIEDLER, Zoologisches Institut der Universität, Siesmayerstraße 70, D-6000 Frankfurt

---

ENTOMOLOGISCHE NOTIZ

Fund einer Raupe von *Cucullia verbasci* (Lep., Noctuidae) auf *Buddleja* in Südfrankreich

Während eines Besuches bei meinem Freund und Kollegen Dr. Claude LEMAIRE in Gordes im Departement Vaucluse in der Provence Anfang Mai 1987 fand ich in seinem Garten eine halberwachsene Raupe einer *Cucullia* auf einer Jungpflanze von Buddleia (*Buddleja* sp.) in etwa 1 m Höhe. Weitere Raupen waren keine zu finden. Die Raupe entwickelte sich gut, auch später in Frankfurt auf städtischer verwilderter *Buddleja davidii*, und verpuppte sich bald. Der Falter schlüpfte, vorgetrieben, am 8. 4. 1988 und befindet sich in meiner Sammlung. Diese Futterpflanze ist für eine sonst bekannterweise nur an Scrophulariaceae, speziell *Verbascum*-, selten auch *Scrophularia*-Arten, fressende Cucullienart zumindest ungewöhnlich. In der mir vorliegenden Literatur findet sich auch nur bei BERIO (1985, Fauna d'Italia **22**, Lepidoptera, Noctuidae I) eine Angabe für Italien von *"Buddlaea" (= Buddleja) globosa*. Die Pflanzengattung *Buddleja* wird in neuerer Literatur (z. B. ROTHMALER 1976, Exkursionsflora, Gefäßpflanzen, 8. Aufl.) in einer eigenen Familie Buddleaceae in der Ordnung Scrophulariales geführt. Die vergleichsweise nahe Verwandtschaft mit *Scrophularia* wird noch durch die ähnliche Textur der Blätter (wollig behaart) und ähnliche Standortansprüche (sonnig, thermophil) unterstützt, wodurch es offenbar unserer einheimischen Eule möglich wurde, sich auf eine neue Futterpflanze exotischer Herkunft (Asien bzw. Nordamerika) aus einer anderen Pflanzenfamilie umzustellen. Es wäre interessant festzustellen, ob *Cucullia verbasci* auch in Mitteleuropa gelegentlich auf Buddleia gefunden wird, oder ob es sich dabei um eine rein mediterrane Erscheinung handelt. Auch wären Beobachtungen an anderen Arten der Gattung *Cucullia* über abweichende Futterwahl interessant.

Dipl.-Biol. Wolfgang A. NÄSSIG, Schumacherstraße 8, D-6052 Mühlheim 3